



FLUJOS PRODUCTIVOS DETERMINAN LA ESTRUCTURA EPIDÉMICA DE LA MONILIASIS DEL CACAO EN EL SURESTE DE MÉXICO

PRODUCTIVE FLOWS DETERMINE THE FROSTY POD ROT EPIDEMIC STRUCTURE OF CACAO IN SOUTHEASTERN MEXICO

Magdiel Torres-de la Cruz¹, Gustavo Mora-Aguilera², Carlos F. Ortiz-García^{3*}, Aracely de la Cruz-Pérez¹ y J. Ángel Gaspar-Génico¹

¹Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, División Académica de Ciencias Biológicas, Villahermosa, Tabasco, México. ²Colegio de Postgraduados (CP), Campus Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ³CP, Campus Tabasco, H. Cárdenas, Tabasco, México.

*Autor de correspondencia (cfortizg@gmail.com)

RESUMEN

La producción de cacao (*Theobroma cacao L.*) en el sureste de México es afectada por la moniliasis (*Moniliophthora roreri*) con pérdidas superiores al 75 %. Actualmente se carece de estudios completos que analicen la relación inóculo-fructificación en la estructura epidémica para mejorar el control efectivo de la enfermedad. El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de condiciones climáticas y la implicación de diferentes flujos de fructificación en el incremento de intensidad epidémica durante un ciclo productivo en el estado de Tabasco y norte de Chiapas, México. En seis plantaciones, se etiquetaron 10,621 frutos de 8 a 10 cm, asociados a seis flujos de fructificación, durante el ciclo 2011-2012. Se evaluó la incidencia de la enfermedad. Las curvas de progreso de la incidencia acumulada del ciclo productivo total y las epidemias parciales por flujo de fructificación se ajustaron a modelos temporales. Adicionalmente, se estimó el área bajo la curva de progreso de enfermedad (ABCPE) y Y_f . Se analizó la relación de la incidencia con la temperatura, humedad relativa y número de frutos. La enfermedad ocurrió durante 10 meses, con incidencia promedio de 75.8 %. La incidencia absoluta semanal se relacionó positivamente con el número de frutos ($r = 0.55-0.82$), número de horas/semana de temperatura en el intervalo de 20 a 26 °C ($r = 0.41-0.87$) y humedad relativa mayor a 60 % ($r = 0.40-0.67$). El ABCPE (14,132-8186), Y_f (54.5-88.7 %) y tasas Weibull (0.003-0.005) de epidemias anuales indicaron epidemias políciclicas. El análisis epidémico parcial por flujos de fructificación evidenció tasas contrastantes ($P = 0.05$) entre una epidemia monocíclica ($R^2 = 0.92-0.99$) del primer y segundo flujo, y epidemias políciclicas de flujos subsecuentes ($R^2 = 0.93-0.99$), indicativo del efecto del inóculo primario, seguido de una combinación de éste con el inóculo secundario, con incrementos significativos a través del ciclo productivo. Los resultados sugieren que un control efectivo de la moniliasis debe considerar estas dos fuentes de inóculo, así como el empleo de alertas predictivas climáticas y la dinámica de fructificación subregional.

Palabras clave: *Moniliophthora roreri*, *Theobroma cacao*, enfermedades políciclicas, epidemiología.

SUMMARY

Cocoa (*Theobroma cacao L.*) production in Southeastern Mexico is affected by frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*), with losses exceeding 75 %. Currently, there are no comprehensive studies analyzing the inoculum-fructification relationship on the epidemic structure to improve the effective control of the disease. This study aimed to evaluate the effect of climatic conditions and

the involvement of different fruiting flows on the increase of the epidemic intensity during a productive cycle in the state of Tabasco and Northern Chiapas, Mexico. In six plantations, 10,621 fruits 8 to 10 cm in size, associated with six fruiting courses were labeled during the 2011-2012 productive cycle. The disease incidence was assessed. The cumulative incidence progress curves of the total production cycle and the partial epidemics per fruit course were adjusted to temporal models. In addition, the area under the disease progression curve (AUDPC) and Y_f were estimated. The relationship of incidence with temperature, relative humidity, and fruit quantity was analyzed. The disease occurred for 10 months, with an average incidence of 75.8 %. The absolute weekly incidence was positively related to the number of fruits ($r = 0.55-0.82$), number of hours/week of temperature in the range of 20-26 °C ($r = 0.41-0.87$), and relative humidity greater than 60 % ($r = 0.40-0.67$). AUDPC (14,132-8186), Y_f (54.5-88.7 %) and Weibull rates (0.003-0.005) of annual epidemics indicated polycyclic epidemics. The partial epidemic analysis by fruiting courses showed contrasting rates ($P = 0.05$) between a monocyclic epidemic ($R^2 = 0.92 - 0.99$) of the first and second fruit sets and polycyclic epidemics of the subsequent fruit settings ($R^2 = 0.93 - 0.99$), indicative of the effect of the primary inoculum, followed by a combination of this with the secondary inoculum, with significant increases through the production cycle. Results suggests that an effective disease control should consider both inoculum sources, as well as the use of predictive climatic warnings and subregional fruiting dynamics.

Index words: *Moniliophthora roreri*, *Theobroma cacao*, epidemiology, polycyclic disease.

INTRODUCCIÓN

El cacao (*Theobroma cacao L.*) es uno de los principales recursos agrícolas en el sureste de México; se cultivan 59,675 ha y beneficia directamente a 41,000 familias (SIAP, 2018). Los estados de Tabasco, Chiapas, Guerrero y Oaxaca son los principales productores de cacao; en los dos primeros se concentra el 99 % de la producción nacional. En adición al rezago tecnológico, productivo y agroindustrial que enfrenta este producto prehispánico, a partir del ingreso a territorio nacional del hongo *Moniliophthora roreri* en 2005, la producción de cacao se ha visto afectada fuertemente con pérdidas que pueden

superar el 75 % (Torres et al., 2011). *Moniliophthora roreri* causa la moniliasis del cacao e infecta únicamente frutos durante todo su desarrollo; son los frutos juveniles los más susceptibles (Griffith et al., 2003). El hongo induce hipertrofia, necrosis interna, madurez prematura y manchas necróticas externas denominadas 'chocolate'; sobre la mancha crece un estroma blanco con masas de esporas altamente infectivas (Enríquez, 2004).

En México, los estudios sobre este hongo incluyen la confirmación del agente causal, la relación filogenética con aislados centroamericanos (Cuervo-Parra et al., 2011; Dorado et al., 2017; Phillips-Mora et al., 2006) y el efecto de la sombra sobre la incidencia y progreso de la enfermedad (Torres et al., 2011). Adicionalmente, se ha evaluado la eficacia de fungicidas y programas de manejo integrado (Ortíz-García et al., 2015; Torres-de la Cruz et al., 2019); sin embargo, la reciente tendencia a una reactivación productiva del cacao en México y la endemidad de la enfermedad, con intensidad variable según las condiciones climáticas, obliga a revisar con mayor precisión el efecto de estas condiciones en el desarrollo epidémico y la implicación de diferentes flujos de fructificación durante un ciclo productivo de cacao, con el fin de establecer criterios epidemiológicos para un control efectivo.

En el presente estudio se plantean estos objetivos bajo la premisa de que, en cultivos tropicales, una epidemia asociada a una enfermedad no sistémica, con procesos de infección especializados en órganos vegetativos o productivos debe ser analizada bajo criterios fisiológicos y no únicamente bajo criterios temporales clásicos; es decir, se deben descomponer los efectos de flujos fenológicos en tasas o parámetros epidémicos que permitan establecer criterios efectivos de control y sincronizar su acción con la fase de producción de inóculo, determinante para una epidemia de alta intensidad. Este enfoque probó su viabilidad en el control efectivo de la escoba de bruja en mango (*Mangifera indica* L.), enfermedad causada por *Fusarium* spp., al detectar y controlar el principal proceso de infección en el segundo flujo vegetativo respecto al flujo floral (Mora-Aguilera et al., 2003; Noriega-Cantú et al., 1999).

En el sureste de México la producción de frutos de cacao es un proceso continuo durante casi todo el año, con traslape de flujos de producción y amarre de frutos. La especialización infectiva de *M. roreri* en frutos inmaduros garantiza la culminación de n-ciclos de patogénesis con intra e inter-flujos de producción, lo que permite el progreso de una epidemia aparentemente continua (Torres et al., 2011) e implica efectos epidémicos biológicamente vinculados con la producción de inóculo. Consecuentemente, el analizar una epidemia única e

integrada al ciclo productivo anual afecta la comprensión de la estructura epidémica en términos de toma de decisiones para un control racional. Aunque previamente en Costa Rica, en un estudio con una visión agroecológica, se encontró efecto de la densidad de frutos de cacao sin discriminación de edad, así como la sombra arbórea en la ocurrencia de la enfermedad (Gidoin et al., 2014), el enfoque epidemiológico no se ha abordado con rigor para demostrar la importancia de la descomposición epidémica en subprocesos determinados por flujos de fructificación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se efectuó en seis plantaciones de cacao en el estado de Tabasco y región norte de Chiapas, México; áreas que concentran más del 70 % de la producción en el país (Cuadro 1). La región de estudio tiene clima cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, con predominancia de suelos vertisoles y gleysoles. La temperatura media anual es de 26 °C, con mínimos entre 20 y 22 °C en enero, y máximos entre 30 y 34 °C en mayo. La precipitación media anual es de 2432 mm, con períodos de lluvia que se extienden de junio a marzo, y período de sequía en abril y mayo (INEGI, 2017). La ubicación geográfica y altitud de cada sitio de muestreo se presentan en el Cuadro 1.

Diseño de la plantación

Se seleccionaron seis plantaciones comerciales tradicionales de cacao de 20 a 25 años de edad. Cada plantación estuvo constituida por la mezcla de híbridos de tipo Trinitario, susceptibles al hongo, con arreglo topológico en marco real (3.5 × 3.5 m) y densidad de 784 plantas/ha. Los árboles empleados como sombra tuvieron una distribución irregular y correspondieron a moté (*Erythrina americana*), eritrina (*Erythrina fusca*), chipilcohíte (*Diphysa robinoides*) y samán (*Samanea saman*). En cada plantación se delimitó una parcela experimental de 180 árboles, en un área rectangular de 10 × 18 árboles de cacao; de los cuales, se evaluó la parcela central de 4 × 12 árboles. En todas las parcelas, el manejo de plantaciones consistió únicamente en control mecánico de maleza, dos veces en el ciclo productivo, y eliminación mecánica de brotes vegetativos basales.

Registro de la formación de frutos

Los frutos con medidas de 2 a 8 cm de longitud se registraron semanalmente del 18 de mayo de 2011 al 9 de mayo de 2012 para establecer la densidad de frutos potenciales para la infección natural de *M. roreri* y su relación con la incidencia de la enfermedad.

Cuadro 1. Localización de sitios experimentales y número de frutos totales evaluados por localidad para el estudio epidémico de la moniliasis del cacao en Tabasco y norte de Chiapas, México (Mayo 2011-2012).

Municipio, Estado	Localidad	Latitud N	Longitud O	Altitud (msnm)	Frutos evaluados
Paraíso, Tabasco	Oriente	18° 21' 06.9"	93° 12' 57.8"	3	2077
Cárdenas, Tabasco	Poblado C-28	18° 01' 46.7"	93° 29' 42.0"	3	2282
Cunduacán, Tabasco	La Piedra	18° 07' 45.2"	93° 11' 52.4"	14	1709
Huimanguillo, Tabasco	Paredón	17° 44' 59.6"	93° 23' 57.8"	7	1404
Jalpa de Méndez, Tabasco	Galeana	18° 10' 33.4"	93° 08' 48.5"	12	1802
Pichucalco, Chiapas	Platanar	17° 33' 01.3"	93° 18' 90.9"	76	1347

Evaluación de incidencia de la enfermedad

Theobroma cacao produce frutos de manera continua durante casi todo el año, por lo cual, en cada parcela, de mayo 2011 a abril 2012, se etiquetaron todos los frutos de 8 a 10 cm de largo, provenientes de seis flujos de producción y amarre de frutos que se presentaron durante un ciclo completo de producción de cacao. El número de frutos por parcela se obtuvo mediante un censo de los 48 árboles y el número de frutos totales evaluados por parcela varió de 1347 a 2077 (Cuadro 1). Semanalmente, frutos individuales se observaron para detectar síntomas y signos de *M. roreri* consistentes en manchas tipo chocolate y esporulación. Se registró el número de frutos enfermos y sanos para estimar la incidencia de enfermedad. Frutos necróticos con presencia de esporas se eliminaron mensualmente con el fin mantener el efecto principal del inóculo externo sobre la parcela experimental y reducir el efecto de reinfección.

Análisis temporal del progreso de la moniliasis del cacao

Se generaron gráficas por parcela del progreso temporal del porcentaje de incidencia, acumulada y no acumulada (incrementos absolutos), en función del tiempo (semanas) total del ciclo productivo. También se generaron gráficas en función al progreso de la enfermedad por cada flujo de fructificación (tiempo parcial). Se analizó la curva del progreso acumulado de incidencia en el ciclo productivo total; además, se analizaron las epidemias parciales por cada flujo de fructificación.

Para la curva de epidemia total y curvas parciales se estimaron la tasa de infección aparente (r) con la inversa del parámetro b del modelo de Weibull, área bajo la curva de progreso de enfermedad (ABCPE), incidencia inicial (Y_0) e incidencia acumulada final (Y_f) (Campbell y Madden, 1990). Para comparar tasas de infección aparente se empleó el error estándar del estimador para la aplicación de la prueba de t ($P = 0.05$). Para estimar el efecto de inóculo primario y secundario en la forma de la curva (monocíclico versus

policíclico), la epidemia total y parciales se ajustaron a los modelos epidemiológicos Gompertz, logístico y monomolecular en su forma no lineal. El coeficiente de determinación se empleó como criterio de bondad de ajuste. La tasa epidémica de estos modelos no se consideró para el análisis por su inviabilidad comparativa; por lo que el modelo de Weibull se usó para este fin.

Variables climáticas

En cada parcela, la temperatura y la humedad relativa se registraron cada 2 h mediante *data loggers Hobo H8®* (Onset Instruments, Pocasset, MA, EUA), los cuales se instalaron en el centro de cada parcela experimental a 2 m de altura. Los datos se recolectaron semanalmente. Con la finalidad de estimar condiciones favorables para el desarrollo de la enfermedad, se correlacionó la incidencia absoluta con intervalos de temperatura y humedad relativa, desfasadas a intervalos semanales, dentro del rango del periodo de incubación; para este fin, se calculó el número de horas/semana que cumplieron con las siguientes condiciones: temperatura a) $< 19.9^{\circ}\text{C}$; b) $20\text{-}26.9^{\circ}\text{C}$; c) $27\text{-}29.9^{\circ}\text{C}$; d) $30\text{-}34.9^{\circ}\text{C}$, y e) $> 35^{\circ}\text{C}$; y humedad relativa a) $< 59.9\%$, b) $60\text{-}90\%$, y c) $> 90\%$.

Análisis estadístico

Los cálculos estadísticos de la tasa de infección aparente (r), ABCPE y el ajuste de los datos de incidencia a modelos epidemiológicos se realizaron con procedimientos NLIN, SUMMARY y GLM de SAS® (SAS Institute, 2004). El ajuste a modelos epidemiológicos se evaluó mediante el coeficiente de determinación, significancia de parámetros y del modelo. La distribución de los datos se verificó con el estadístico de Kolmogorov-Smirnov. Debido a la falta de normalidad, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman entre la incidencia, variables de clima y número de frutos, mediante el software estadístico IBM SPSS® 22.0. La relación lineal del número total de frutos con el ABCPE, tasa de infección aparente y Y_f se analizó con el

coeficiente de correlación de Pearson (r), mediante el procedimiento PROC CORR de SAS®.

RESULTADOS

Flujos productivos y condiciones ambientales

La densidad de fructificación mostró dos períodos de mayor producción (Figura 1). El primer período se presentó del 29 de junio al 12 de octubre de 2011 y el segundo del 25 de enero al 28 de marzo de 2012. Por otro lado, la temperatura, humedad relativa y el número de frutos presentaron fluctuación temporal similar en todas las parcelas evaluadas, donde la temperatura fue la que presentó la menor variación interparcelaria (Figura 1).

Variables de clima versus incidencia y número de frutos

La incidencia anual no acumulada o absoluta de frutos con moniliasis se relacionó positivamente con períodos de temperatura en el intervalo de 20 a 26.9 °C ($r = 0.41-0.87$, $P < 0.05$) y con períodos de humedad relativa mayor al 60 % (60–90 % y > 90 %) ($r = 0.35-0.67$, $P < 0.05$) (Cuadro 2). La mejor relación se presentó con un desfase de 28 a 35 d previo a la aparición del síntoma inicial (mancha chocolate). La incidencia absoluta también se relacionó positivamente con el proceso fenológico de amarre de frutos ($r = 0.55-0.82$, $P < 0.05$), 63 d antes de la aparición de síntomas (Cuadro 2). El período de mayor incidencia mostró relación positiva con el primer período de máxima producción de chilillos ($r = 0.41-0.73$) desfasados de 35 a 56 d (Cuadro 2). Por otro lado, el número de frutos totales por parcela correlacionó positivamente, sin desfase, con ABCPE ($r = 0.85$), tasa de infección aparente ($r = 0.95$) y Y_f ($r = 0.86$).

Análisis de epidemia total y ajuste a modelos epidemiológicos

Se conformaron seis epidemias integradas al ciclo anual productivo, una por cada parcela estudiada (Figura 2). En todas las epidemias el inicio de enfermedad (Y_0) e incidencia final (Y_f) se observaron en la semana correspondiente al 27 de junio de 2011 y 9 de mayo de 2012, respectivamente. Considerando el ciclo anual, el progreso de la enfermedad ocurrió durante 42 semanas (10 meses) y la mayor incidencia se presentó entre los meses de octubre a diciembre. Las epidemias se caracterizaron por una conformación sigmoidal atípica con fase asintótica inferior y superior cortas, de 5 a 7 y 2 semanas respectivamente, y un débil punto de inflexión aproximadamente a las 22 semanas, correspondiente al mes de diciembre (Figura 2).

La Y_f de la enfermedad fluctuó de 54.49 a 88.73 %, con una incidencia promedio de 75.8 % para la región (Cuadro 3). La menor Y_f se presentó en Paredón, Huimanguillo, Tabasco, mientras que la mayor Y_f se obtuvo en la parcela Oriente del Municipio de Paraíso (Cuadro 3, Figura 2).

Los valores de intensidad de las epidemias anuales estimados con ABCPE fluctuaron entre 8186 en Paredón y 14,132 en Poblado C-28 (Cuadro 2). Estas mismas parcelas también tuvieron los valores más bajos y altos de tasa de infección aparente (r) con 0.003 y 0.006, respectivamente. Las formas de las curvas de epidemias anuales de tres localidades se ajustaron al modelo logístico y tres se ajustaron al modelo Gompertz (Cuadro 2, Figura 2).

Análisis de epidemias parciales y ajuste a modelos epidemiológicos

El análisis parcial epidémico por flujo de fructificación permitió obtener seis sub-epidemias por ciclo productivo y localidad. Todas las sub-epidemias presentaron traslape debido a la sucesión de etapas de fructificación del cacao (Figura 3). La Y_f de cada sub-epidemia fue variable, con tendencia creciente en tiempo; así, en todas las parcelas estudiadas el flujo de fructificación 1 (G1) mostró la menor Y_f . También se observó un incremento gradual del valor de este parámetro hasta G5 o G6 (Cuadro 4). De forma similar, los valores de ABCPE de cada sub-epidemia fueron variables; sin embargo, en todas las parcelas evaluadas G1 y G5 mostraron la menor y mayor intensidad, respectivamente, excepto en Galeana (Cuadro 4).

El modelo epidémico con mejor bondad de ajuste y la tasa de infección aparente fue variable en todas las sub-epidemias y localidades ($P \leq 0.05$) (Cuadro 4). En Oriente, Poblado C-28 y Paredón, la sub-epidemia con mayor tasa fue la G6. En cinco localidades cinco de las seis sub-epidemias se ajustaron a funciones sigmoides (Gompertz o logístico). En cuatro localidades la G1 se ajustó al modelo monomolecular y en las dos restantes al Gompertz (Cuadro 4).

Variables de clima versus incidencia y número de frutos en epidemias parciales

Todas las sub-epidemias se relacionaron positivamente con intervalos de temperatura entre 20 y 26.9 °C, y con intervalos de humedad relativa mayor a 60 % (Cuadro 4). Al igual que en las epidemias anuales, esta asociación presentó un desfasamiento de 28 a 35 d antes de la aparición de la mancha tipo chocolate.

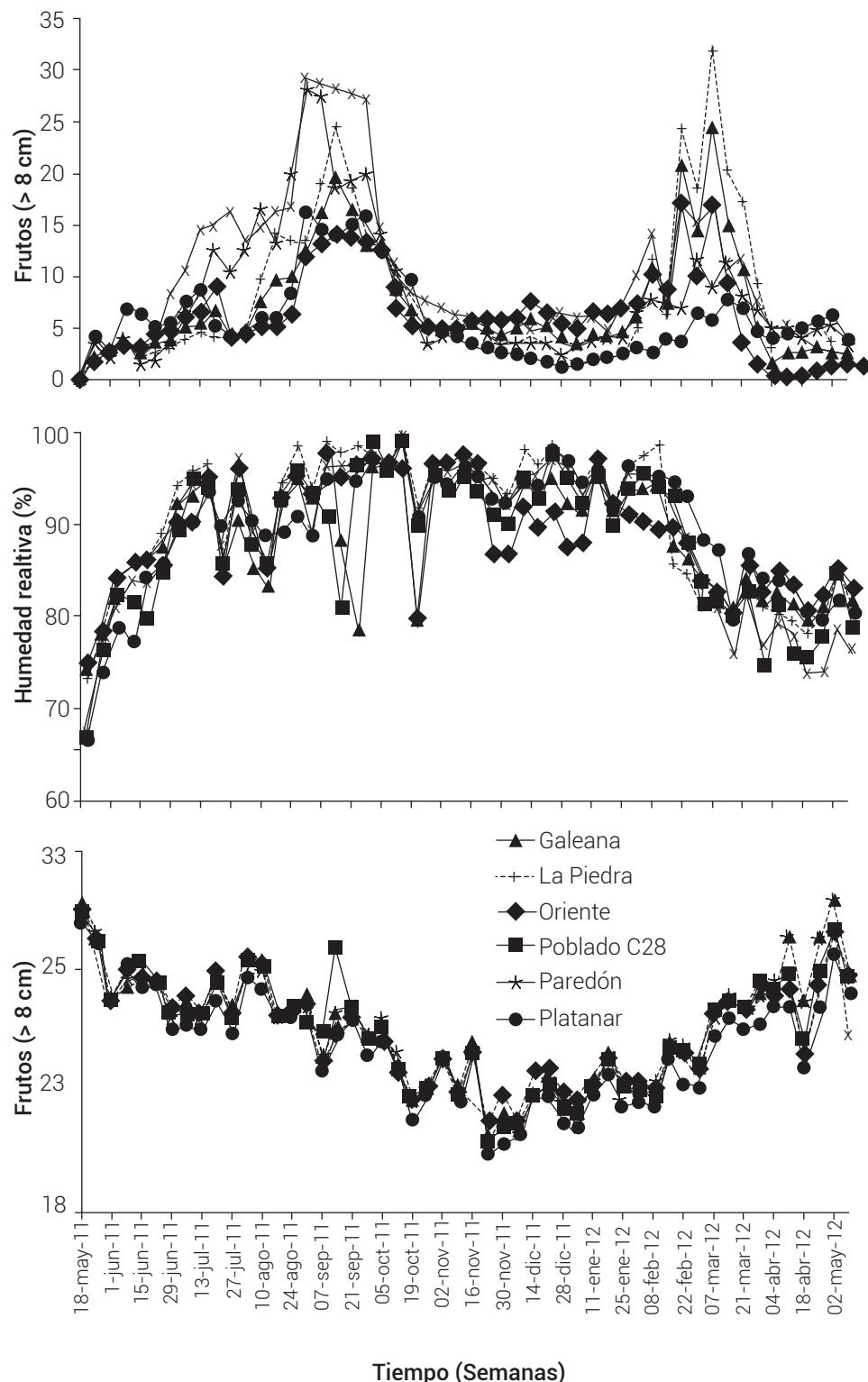


Figura 1. Promedio de temperatura y humedad relativa semanal y densidad de frutos nuevos (chilillos de 2 a 8 cm) de cacao (*Theobroma cacao*) en seis parcelas del estado de Tabasco y norte de Chiapas, México. Ciclo productivo 2011-2012.

Cuadro 2. Correlación de Spearman entre la incidencia absoluta de moniliasis del cacao e intervalos de temperatura y humedad relativa desfasados entre 28 y 35 d, y con el número de frutos (producción y amarre) desfasados 63 d en seis parcelas comerciales de Tabasco y norte de Chiapas. Ciclo productivo 2011-2012.

Localidad, Estado	Correlación de Spearman (Rho)				Máximo amarre de frutos
	Intervalo de temperatura	Intervalo de humedad	Producción de frutos		
	20-26.9 °C	60-90 %	> 90 %		
Galeana, Tabasco	0.77	0.58	0.55	0.80	0.66
La Piedra, Tabasco	0.60	0.52	0.38	0.72	0.70
Oriente, Tabasco	0.77	0.40	0.61	0.70	0.53
Poblado C-28, Tabasco	0.50	0.35	0.43	0.82	0.63
Paredón, Tabasco	0.87	0.48	0.67	0.55	0.73
Platanar, Chiapas	0.41	0.57	0.54	0.72	0.41

DISCUSIÓN

La producción de cacao en México se ha afectado fuertemente a partir del ingreso de *M. roreri* en 2005 (Phillips-Mora et al., 2006; Torres et al., 2011); sin embargo, los estudios no fueron extensivos para cuantificar el efecto epidémico. Este trabajo evidenció que la moniliasis tuvo una incidencia regional promedio de 75.8 % asociada al ciclo productivo anual en la principal área cacaotera del país, lo cual muestra la capacidad endémica del hongo, al igual que en otros países como Costa Rica, Ecuador y Colombia, donde se han reportado pérdidas superiores al 80 % (Hidalgo et al., 2003). El potencial parasítico del *M. roreri* se favoreció, pero no se limitó, por períodos predominantes con temperaturas entre 20 y 26.9 °C y humedad relativa mayor al 60 % ($P \leq 0.05$), condiciones prevalentes en el trópico. Estos resultados tienen concordancia con varios estudios relacionados con la patogénesis de la enfermedad. Porras y Galindo (1985) reportaron que la esporulación de *M. roreri* depende de la humedad y la temperatura (20 a 27 °C). De acuerdo con Leandro-Muñoz et al. (2017), *M. roreri* requiere temperaturas de 20 a 27 °C y humedad entre 80 y 100 % para la germinación de esporas y penetración al tejido del hospedante.

La relación positiva de la incidencia de moniliasis con la emisión de frutos y la correlación positiva del número de frutos totales con incidencia final (Y_f), ABCPE y tasa de infección aparente demuestran la importancia de la densidad poblacional de frutos en la intensidad epidémica. Previamente, Gidoin et al. (2014) encontraron que la cantidad de frutos de cacao es importante para explicar la incidencia de la enfermedad; sin embargo, estos autores no demostraron el efecto directo de esta variable sobre parámetros epidémicos ni su implicación en el incremento

de inóculo primario y secundario debido a la ausencia de trazabilidad de fructificación. En esta investigación, el marcado de frutos permitió discriminar frutos entre flujos productivos para el análisis y parametrización independiente de sub-epidemias en adición a la epidemia total anual.

La asociación de la incidencia absoluta de la epidemia anual con el proceso fenológico de amarre de frutos presentó un desfasamiento de 65 d; así también, la asociación de incidencia absoluta con el primer periodo de máxima producción total de chilillos (frutos jóvenes) se presentó con un desfase de 35 a 56 d. Lo anterior se explica por el largo periodo de incubación de *M. roreri*. Evans (1981) y Porras y Enríquez (1998) demostraron que la aparición de los síntomas de moniliasis ocurre de 40 a 75 días después de la infección. Los valores encontrados en esta investigación también concuerdan con la fase asintótica inicial de 5 a 7 semanas (35-49 d) antes del primer incremento en la curva epidémica; en consecuencia, la emisión y cantidad de frutos puede ser empleada en modelos de alerta temprana en conjunción con horas favorables semanales de temperatura y humedad relativa.

Las curvas epidémicas anuales se ajustaron a los modelos logístico y Gompertz; estos modelos describen epidemias polícílicas, las cuales originan curvas de progreso sigmoidales (Campbell y Madden, 1990); sin embargo, las curvas anuales exhibieron una condición sigmoidal atípica, principalmente por una débil definición del punto de inflexión, el cual se observa en las sub-epidemias definidas por el flujo de fructificación ajustadas por los mismos modelos (Figuras 2 y 3). Esta condición atípica se puede atribuir a las variaciones en los ritmos de amarre de frutos, los cuales incrementan la intensidad

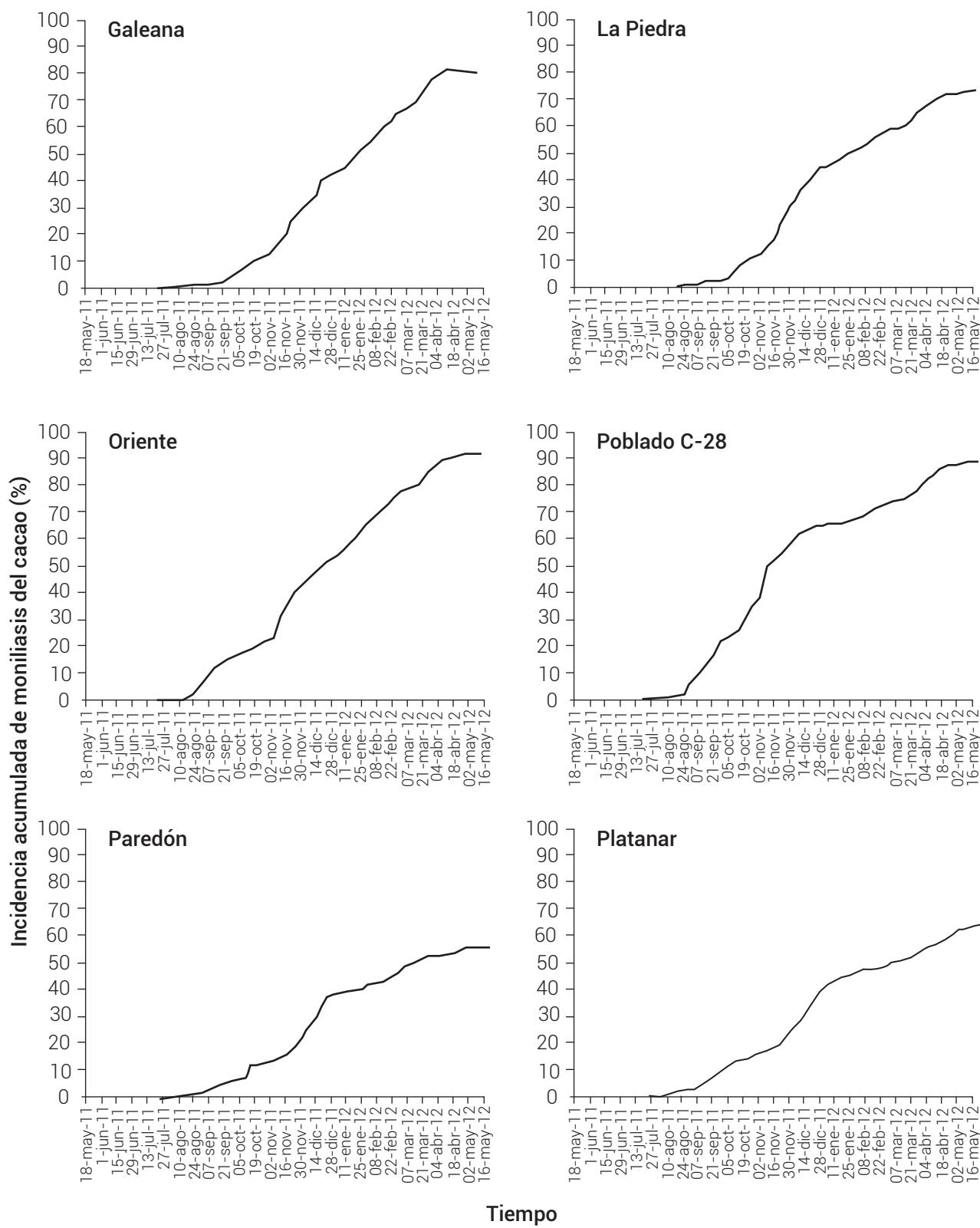


Figura 2. Curvas epidémicas del progreso temporal acumulado de incidencia de moniliosis del cacao causada por *Moniliophthora roreri* en seis plantaciones comerciales tradicionales de Tabasco y norte de Chiapas, México. Ciclo productivo 2011-2012.

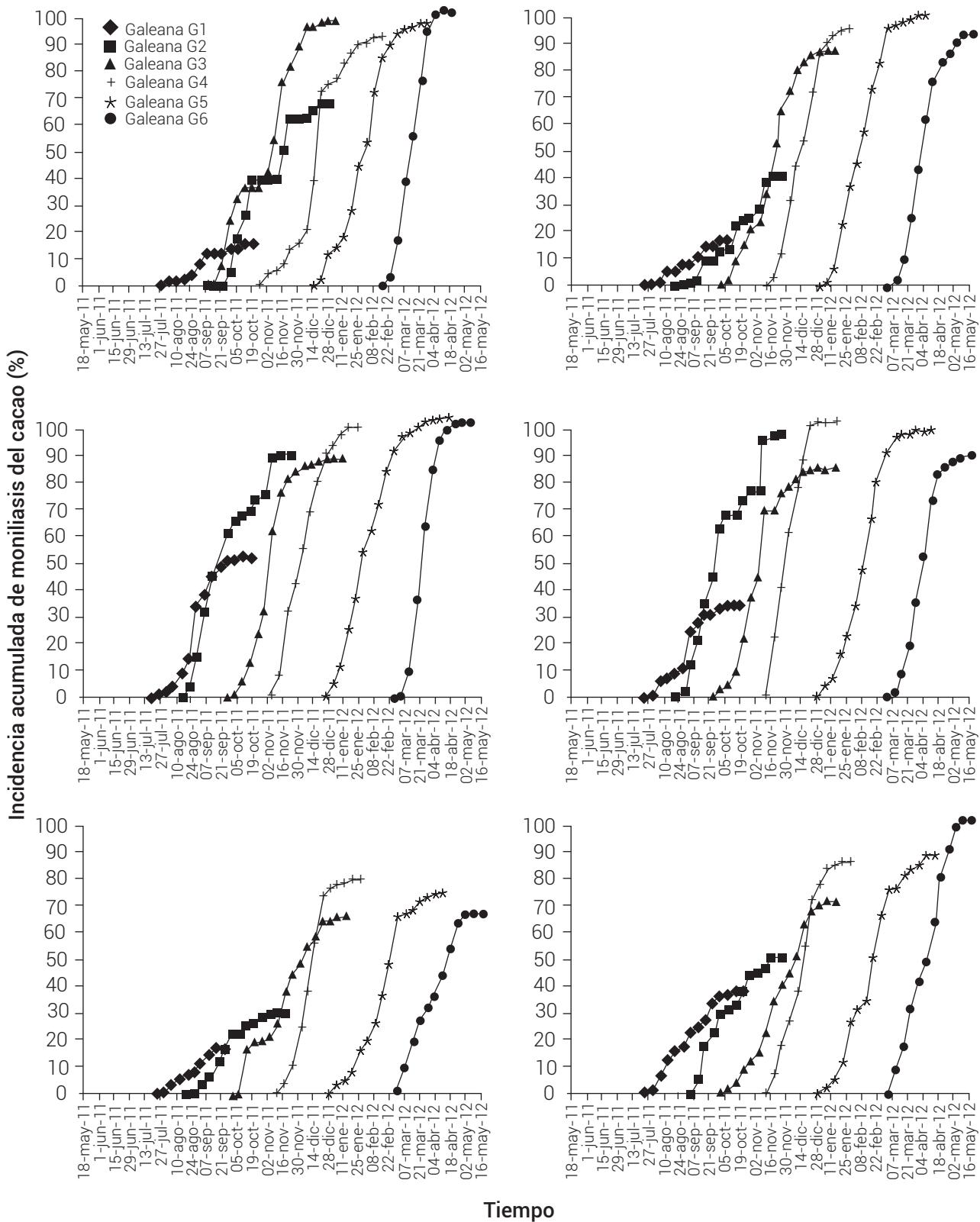


Figura 3. Curvas de incidencia acumulada del progreso temporal de seis sub-epidemias de moniliosis del cacao (*Moniliophthora roreri*) asociadas a seis etapas sucesivas de fructificación del cacao en seis localidades del estado de Tabasco y norte de Chiapas. Ciclo productivo 2011-2012. Gn: flujo de fructificación-n.

Cuadro 3. Parámetros epidemiológicos del progreso de la incidencia acumulada durante el ciclo total productivo y ajuste a modelos epidemiológicos de la moniliasis del cacao (*Moniliophthora roreri*) en seis localidades del estado de Tabasco y norte de Chiapas, México. Ciclo productivo 2011-2012.

Epidemia	ABCPE	Tasa		Y_f	Modelo	R^2
		r	R^2			
Oriente	12,937.12	0.005	0.99	88.73	Logístico	0.99
La Piedra	10,262.49	0.004	0.98	75.66	Gompertz	0.99
Poblado C-28	14,132.83	0.006	0.97	85.45	Logístico	0.99
Paredón	8186.08	0.003	0.95	54.49	Gompertz	0.98
Galeana	8508.85	0.005	0.99	86.94	Gompertz	0.97
Platanar	9617.30	0.003	0.97	63.77	Logístico	0.96

ABCPE: área bajo la curva del progreso de la enfermedad, r: tasa de infección aparente de la enfermedad estimado con el modelo de Weibull, Y_f : incidencia final acumulada, R^2 : coeficiente de determinación.

de la epidemia de manera diferencial, lo que justifica su análisis particonado.

El análisis parcial de las epidemias anuales, definidas por flujos productivos, evidenció un incremento gradual epidémico en todos los parámetros estimados con un inicio monocíclico, seguido de eventos policíclicos. En epidemias monocíclicas el patógeno exhibe un único proceso infeccioso en un periodo corto, mientras que en policíclicas, el hongo tiene la capacidad de producir nuevo inóculo infectivo y la epidemia progresó con incrementos graduales intermediada con una fase explosiva o exponencial (Campbell y Madden 1990). Esta multiplicidad de ciclos es favorecida por la permanencia de frutos infectados adheridos al árbol, los cuales pueden proveer inóculo para infecciones continuas durante el ciclo productivo (Hernández-Gómez et al., 2012; Torres et al., 2011).

La predominancia de epidemias policíclicas entre el tercer y sexto flujo productivo es relevante para el establecimiento de estrategias de manejo que incluyan la reducción del inóculo secundario para retrasar o disminuir la intensidad de la tasa epidémica (Campbell y Madden, 1990); así, la eliminación periódica de frutos infectados en etapa pre-esporulativa y la cosecha oportuna de frutos puede tener un impacto negativo sobre el inóculo secundario (Soberanis et al., 1999). De forma similar, la predominancia de sub-epidemias monocíclicas es un indicativo de un efecto predominante del inóculo primario en los primeros flujos de fructificación (G1 y G2), lo cual justifica acciones que reduzcan el inóculo primario y que retrasen la epidemia al afectar el parámetro Y_0 (Campbell y Madden, 1990); en este caso, la eliminación de frutos momificados o la eliminación total de frutos en época de baja producción (denominada purga) puede resultar en disminución del inóculo primario (Leandro-Muñoz et al., 2017; Torres et al., 2011).

El análisis de la estructura epidémica de la moniliasis reveló que durante un ciclo productivo existe en realidad una serie sucesiva de epidemias encriptadas, con incremento gradual de intensidad, debido al aporte de inóculo de sub-epidemias previas; razón por la cual esta epidemia puede ser de alta intensidad y requerir un programa de manejo continuo. Por otro lado, la reinfección dentro de una epidemia está garantizada con la liberación, hasta por siete meses, de grandes cantidades de inóculo que puede producir un fruto infectado (Enríquez, 2004); por consiguiente, el control de este hongo requiere acciones complementarias a las dirigidas a reducir Y_0 y que actúen directamente sobre los parámetros de intensidad epidémica (i.e. r, ABCPE, Y_f) mediante acciones sanitarias que incluyan la protección de frutos por flujos reproductivos, dando prioridad a los frutos de 1 a 2 meses de edad por su mayor susceptibilidad. En este caso, el uso de fungicidas de contacto o sistémicos, eficaces contra la moniliasis, puede coadyuvar en la protección de frutos (Bateman et al., 2005; Leandro-Muñoz et al., 2017, Torres-de la Cruz et al., 2019).

La influencia inductiva de temperaturas cálidas y alta humedad relativa sobre la intensidad epidémica sugieren la importancia de manejar el microclima de la plantación de cacao con medidas como poda de aireación, eliminación de renuevos, control de arvenses, drenaje efectivo y el establecimiento de una sombra uniforme y moderada (Bateman et al., 2005; Gidoin et al., 2014; Ortíz-García et al., 2015); sin embargo, estas medidas pueden ser limitadas debido a la plasticidad climática encontrada en este trabajo, particularmente por los bajos requerimientos de humedad del hongo para infectar (> 60 %), por lo que deben complementarse con la inclusión de sistemas de alertas tempranas.

Cuadro 4. Área bajo la curva de progreso de la enfermedad, incidencia final acumulada, tasa de infección aparente, modelos epidémicos con mejor bondad de ajuste y correlación de incidencia absoluta (Y_i) con respecto a intervalos de temperatura y humedad relativa de seis sub-epidemias de moniliasis del cacao (*Moniliophthora roreri*) en seis localidades de Tabasco y norte de Chiapas, México. Ciclo productivo 2011-2012.

Localidad (Estado)	Sub-epidemia	ABCPE	Y_f	Tasa [†]		Modelos		Correlación (Rho) Y_i vs:	
				r	R ²	Mejor ajuste	r^2	T (°C) 20-26.9	HR (%) 60-90
Galeana (Tabasco)	G1	597	14.2	0.022c	0.91	Monomolecular	0.92	0.89	0.66
	G2	3690	42.2	0.018a	0.96	Gompertz	0.95	0.80	0.8
	G3	5816	69.0	0.019b	0.91	Logístico	0.93	0.79	0.59
	G4	4948	77.9	0.017a	0.91	Logístico	0.98	0.89	0.88
	G5	5109	90.7	0.019b	0.94	Logístico	0.99	0.76	0.94
	G6	2978	96.8	0.033d	0.99	Logístico	0.97	0.54	0.60
La Piedra (Tabasco)	G1	531	16.5	0.022d	0.92	Monomolecular	0.97	0.67	0.94
	G2	1397	39.7	0.015a	0.95	Gompertz	0.97	0.79	0.66
	G3	4506	84.4	0.019b	0.93	Logístico	0.99	0.60	0.75
	G4	3626	92.1	0.026e	0.93	Logístico	0.99	0.64	0.81
	G5	5192	97.5	0.021c	0.93	Logístico	0.98	0.77	0.73
	G6	3553	90.8	0.023d	0.94	Logístico	0.99	0.62	0.81
Oriente (Tabasco)	G1	2198	50.4	0.023b	0.91	Gompertz	0.93	0.54	0.6
	G2	4724	85.8	0.025c	0.97	Monomolecular	0.97	0.49	0.83
	G3	5212	85.8	0.020a	0.94	Logístico	0.99	0.05	0.62
	G4	4184	96.8	0.031d	0.99	Logístico	0.97	0.82	0.82
	G5	6719	100.0	0.023b	0.99	Logístico	0.97	0.67	0.49
	G6	3670	98.6	0.035e	0.99	Logístico	0.98	0.82	0.56
Poblado C-28 (Tabasco)	G1	1569	32.8	0.023c	0.91	Monomolecular	0.93	0.40	0.66
	G2	4640	82.6	0.021b	0.97	Gompertz	0.97	0.71	0.40
	G3	5361	94.6	0.022c	0.99	Gompertz	0.99	0.84	0.41
	G4	3680	99.2	0.046e	0.99	Logístico	0.96	0.92	0.60
	G5	5476	95.9	0.020a	0.93	Logístico	0.98	0.69	0.74
	G6	3334	86.5	0.028d	0.93	Logístico	0.99	0.80	0.63
Paredón (Tabasco)	G1	414	17.0	0.018a	0.96	Gompertz	0.97	0.71	0.47
	G2	1448	29.6	0.022c	0.92	Monomolecular	0.96	0.91	0.68
	G3	3519	65.2	0.019b	0.95	Gompertz	0.97	0.60	0.40
	G4	3296	73.2	0.021c	0.92	Gompertz	0.98	0.40	0.64
	G5	3766	77.7	0.018ab	0.94	Gompertz	0.98	0.48	0.41
	G6	2668	66.2	0.026d	0.91	Gompertz	0.98	0.76	0.56
Platanar (Chiapas)	G1	1679	35.5	0.021d	0.94	Monomolecular	0.99	0.63	0.90
	G2	2244	46.8	0.030e	0.97	Monomolecular	0.97	0.56	0.74
	G3	3104	67.5	0.017a	0.94	Gompertz	0.99	0.65	0.77
	G4	3335	81.3	0.027d	0.92	Gompertz	0.99	0.73	0.76
	G5	4442	83.3	0.018b	0.95	Gompertz	0.99	0.65	0.70
	G6	3527	95.8	0.026d	0.95	Logístico	0.97	0.41	0.57

[†]Tasas con la misma letra, dentro de cada localidad, son estadísticamente iguales ($P = 0.05$). ABCPE: área bajo la curva del progreso de la enfermedad, Y_f : incidencia final acumulada, R: tasa de infección aparente de la enfermedad/modelo de Weibull, R^2 : coeficiente de determinación, T: temperatura, HR: humedad relativa, Rho: Correlación de Spearman, Y_i : incidencia absoluta al tiempo-i.

CONCLUSIONES

El estudio de la estructura epidémica de la moniliasis del cacao en el sureste de México en función de flujos productivos y eventos climáticos reveló que la enfermedad ocurrió durante 10 meses consecutivos, con una incidencia promedio de 75.8 % y mayor incidencia entre octubre y diciembre. La enfermedad fue favorecida por períodos de temperaturas de 20 a 26.9 °C, por humedad relativa mayor al 60 % y por la disponibilidad de frutos susceptibles. La epidemia anual progresó a través de una sucesión de sub-epidemias determinadas por flujos de fructificación que se comportan como una enfermedad policíclica. La dinámica de la moniliisis por flujos productivos evidenció una fase monocíclica inicial dependiente del inóculo primario, y fases policílicas posteriores dependientes de ciclos de los inóculos primario y secundario. La mayor intensidad epidémica se alcanzó en el quinto flujo productivo (enero-marzo) determinado por la densidad de frutos. Las estrategias de manejo deben enfocarse a operar sobre inóculo inicial (Y_0) y parámetros de intensidad epidémica (i.e. r , ABCPE). Este trabajo constituye el primer reporte que demuestra las implicaciones de flujos productivos en la estructura epidémica de la moniliisis del cacao.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).

BIBLIOGRAFÍA

- Bateman R. P., E. Hidalgo, J. García, C. Arroyo, G. M. ten Hoopen, V. Adonijah and U. Krauss (2005)** Application of chemical and biological agents for the management of frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*) in Costa Rican cocoa (*Theobroma cacao*). *Annals of Applied Biology* 147:129-138, <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.00012.x>
- Campbell C. and L. V. Madden (1990)** Introduction to Plant Disease Epidemiology. John Wiley and Sons. New York, USA. 560 p.
- Cuervo-Parra J. A., V. Sánchez-López, M. Ramírez-Suero and M. Ramírez-Lepe (2011)** Morphological and molecular characterization of *Moniliophthora roreri* causal agent of frosty pod rot of cocoa tree in Tabasco, Mexico. *Plant Pathology Journal* 10:122-127, <https://doi.org/10.3923/ppj.2011.122.127>
- Dorado O. M. D., T. Romero-Cortes, P. A. López-Pérez, V. H. Pérez E., M. Ramírez-Lepe and J. A. Cuervo-Parra (2017)** Current status of cocoa frosty pod rot caused by *Moniliophthora roreri* and a phylogenetic analysis. *Plant Pathology Journal* 16:41-53, <https://doi.org/10.3923/ppj.2017.41.53>
- Enríquez C. G. (2004)** Cacao Orgánico: Guía para los Productores Ecuatorianos. Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias. Quito, Ecuador. 358 p.
- Evans H. C. (1981)** Pod rot of cacao caused by *Moniliophthora (Monilia) roreri*. *Phytopathological Papers* 24:1-44.
- Gidoon C., J. Avelino, O. Deheuvels, C. Cilas and M. A. Ngo Bieng (2014)** Shade tree spatial structure and pod production explain frosty pod rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica. *Phytopathology* 104:275-281, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-13-0216-R>
- Griffith W. G., J. Nicholson, A. Nenninger, R. N. Birch and J. N. Hedger (2003)** Witches' brooms and frosty pods: two major pathogens of cacao. *New Zealand Journal of Botany* 41:423-435, <https://doi.org/10.1080/0028825X.2003.9512860>
- Hernández-Gómez E., M. C. López-Navarrete, E. R. Garrido-Ramírez, J. L. Solís-Bonilla, A. Zamarripa-Colmenero, C. H. Avendaño-Arrazate y A. Mendoza-López (2012)** La moniliisis (*Moniliophthora roreri* Cif & Par) del cacao: búsqueda de estrategias de manejo. *Agroproductividad* 5:3-8.
- Hidalgo E., R. Bateman, U. Krauss, M. ten Hoopen and A. Martínez (2003)** A field investigation into delivery systems for agents to control *Moniliophthora roreri*. *European Journal of Plant Pathology* 109:953-961, <https://doi.org/10.1023/B:EJPP.0000003746.16934.e2>
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (2017)** Anuario Estadístico y Geográfico de Tabasco 2017. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. 440 p. https://www.inegi.org.mx/contenido/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruct/anuarios_2017/702825095123.pdf (Enero 2020).
- Leandro-Muñoz M. E., P. Tixier, A. Germon, V. Rakotobe, W. Phillips-Mora, S. Maximova and J. Avelino (2017)** Effects of microclimatic variables on the symptoms and signs onset of *Moniliophthora roreri*, causal agent of *Moniliophthora* pod rot in cacao. *PLoS ONE* 12:e0184638, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184638>
- Mora-Aguilera A., D. Téliz-Ortiz, G. Mora-Aguilera, P. Sánchez-García y J. Javier-Mercado (2003)** Progreso temporal de escoba de bruja (*Fusarium oxysporum* y *F. subglutinans*) en huertos de mango (*Mangifera indica L.* cv. Haden en Michoacán, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:1-12.
- Noriega-Cantú D. H., D. Téliz, G. Mora-Aguilera, J. Rodríguez-Alcazar, E. Zavaleta-Mejía, G. Otero-Colinas and C. L. Campbell (1999)** Epidemiology of mango malformation in Guerrero, Mexico, with traditional and integrated management. *Plant Disease* 83:223-228, <https://doi.org/10.1094/PDIS.1999.83.3.223>
- Ortíz-García C. F., M. Torres-de la Cruz y S. C. Hernández-Mateo (2015)** Comparación de dos sistemas de manejo del cultivo del cacao, en presencia de *Moniliophthora roreri*, en México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 38:191-196, <https://doi.org/10.35196/rfm.2015.2.191>
- Phillips-Mora W., A. Coutiño, C. F. Ortiz, A. P. López, J. Hernández and M. C. Aime (2006)** First report of *Moniliophthora roreri* causing frosty pod rot (moniliisis disease) of cocoa in Mexico. *Plant Pathology* 55:584, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2006.01418.x>
- Porras V. H. y G. A. Enríquez (1998)** Avance de la Moniliisis del Cacao en Centroamérica. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica. 20 p.
- Porras V. H. and J. J. Galindo (1985)** Effect of inoculum levels and humid chamber on screening cacao for resistance to *Monilia roreri* Cif & Par. *Phytopathology* 75:1178.
- SAS Institute (2004)** SAS/STAT® 9.1 User's Guide Statistics. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, USA. 5121 p.
- SIAP, Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (2018)** Avances de siembras y cosechas de cultivos perennes por estado en México 2018. Secretaría de Agricultura, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Ciudad de México. http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/AvanceNacionalCultivo.do (Octubre 2020).
- Soberanis W., R. Ríos, E. Arévalo, L. Zúñiga, O. Cabezas and U. Krauss (1999)** Increased frequency of phytosanitary pod removal in cacao (*Theobroma cacao*) increases yield economically in eastern Peru. *Crop Protection* 18:677-685, [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(99\)00073-3](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(99)00073-3)
- Torres C. M., C. F. Ortiz G., D. Téliz O., A. Mora A. and C. Nava D. (2011)** Temporal progress and integrated management of frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*) of cocoa in Tabasco, Mexico. *Journal of Plant Pathology* 93:31-36.
- Torres-de la Cruz M., I. Quevedo-Damián, C. F. Ortiz-García, L. C. Lagúnez-Espinoza, D. Nieto-Ángel y M. Pérez-de la Cruz (2019)** Control químico de *Moniliophthora roreri* en México. *Biología* 21:55-61, <https://doi.org/10.18633/biotecnologia.v21i2.906>